

**SVEU ILIŠTE U ZAGREBU**  
**PRIRODOSLOVNO – MATEMATI KI FAKULTET**  
**BIOLOŠKI ODSJEK**

**EVOLUCIJA LETA KUKACA**  
**EVOLUTION OF INSECT FLIGHT**

**SEMINARSKI RAD**

Jakob oši  
Preddiplomski studij biologije  
Undergraduate Study in Biology  
Mentor: prof. dr. sc. Biserka Primc-Habdija

Zagreb, 2011.

# SADRŽAJ

1. UVOD .....	3
2. BIOLOGIJA KUKACA .....	4
3. EVOLUCIJSKA POVIJEST .....	6
3.1. Red Ephemeroptera – vodencyjetovi .....	6
3.2. Red Palaeodictyoptera.....	7
3.3 Red Odonata - vretenca.....	7
3.4. Nadred Neoptera .....	9
3.4.1. Red Orthoptera - ravnokrilci .....	9
3.4.2. Red Hemiptera - polukrilci .....	10
3.4.3. Red Coleoptera - kornjaši .....	11
3.4.4. Red Diptera - dvokrilci .....	12
3.4.5. Red Hymenoptera - opnokrilci.....	13
3.4.6. Red Lepidoptera - leptiri .....	13
4. LITERATURA .....	15
5. SAŽETAK.....	16
6. SUMMARY .....	16

## 1. UVOD

Kukci su jedini beskralješnjaci i prvi organizmi koji su razvili sposobnost leta. Od pojave u ranom devonu prije 400 milijuna godina, kukci su postali važna komponenta gotovo svih kopnenih ekosustava. Let su razvili 90 do 170 milijuna godina prije kralježnjaka (Grimaldi i Engel, 2005). Mnogi obrasci ponašanja kukaca, poput bijega od predatora, rasprostiranja i reproduktivne strategije ovise o letu (Grimaldi i Engel, 2005). Velika sposobnost adaptacije omogućila im je veliku biološku raznolikost, tako da je sada poznato oko 1 milijun vrsta, a pretpostavlja se da bi ih moglo biti i do 10 milijuna (Grimaldi i Engel, 2005).

Podrazred Pterygota, koji obuhvaća leteće kukce, pripada razredu Insecta, potkoljenu Hexapoda, koljenu Arthropoda i carstvu Animalia. U sebi obuhvaća infrarazrede Paleoptera i Neoptera.

Kukci su kozmopolitski rasprostranjeni po cijelom planetu, osim na polovima i otvorenim morima. Utjecaj ovjeka na biološku raznolikost kukaca je uglavnom negativan, što je u 20. stoljeću, uz upotrebu insekticida dovelo do porasta broja ugroženih vrsta i do izumiranja nekih vrsta kukaca.

## 2. BIOLOGIJA KUKACA

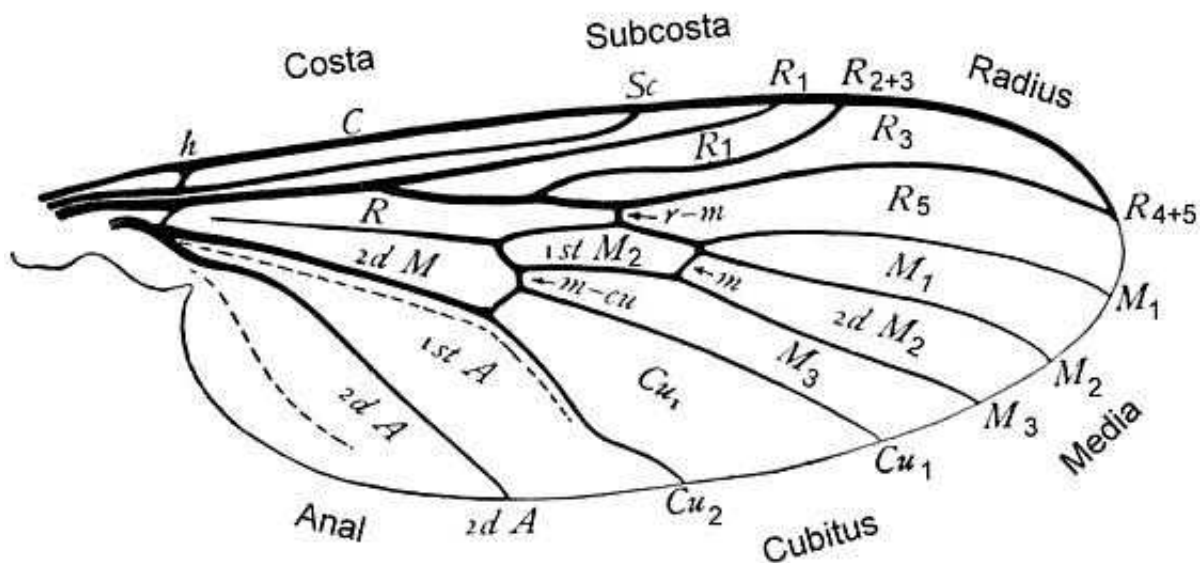
Kukci su beskralježnjaci koji pripadaju koljenu lankonožaca (Arthropoda). Prisutna je koluti avagra a tijela kod koje je došlo do tagmatizacije na tri funkcionalne cjeline: glavu, koja nosi usta i senzoričke organe; prsa, na kojima se nalaze tri para nogu i jedan ili dva para krila te zadak u kojemu se najviše im dijelom nalaze unutarnji organi (Preuzeto i prilagođeno prema Resh i Cardé, 2003).

Na glavi se nalaze donja usna, donja eljust, gornja eljust i gornja usna koje zajedno tvore usni aparat, jedan par ticala, jedan par složenih oči te dva ili tri jednostavna oka. Prsa su građena od tri koluti a od kojih svaki nosi po jedan par uniramnih nogu, a drugi i treći ili kod dvokrilaca (Diptera) samo drugi koluti, krila, koja po postanku niti po građi nisu tjelesni privjesci. Zadak se sastoji od 11 do 12 koluti a koji uglavnom ne nose privjeske, osim predzadnjeg koji može imati cerce i zadnjeg koji nosi vanjske spolne organe (Preuzeto i prilagođeno prema Resh i Cardé, 2003).

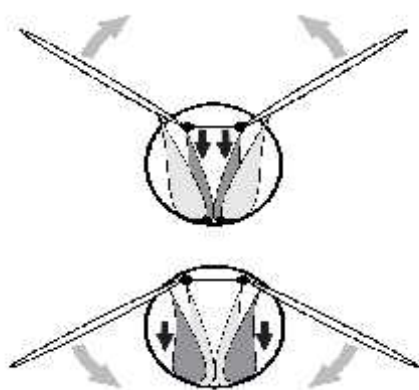
Prema načinu razmnožavanja, dijele se na kukce sa potpunom metamorfozom (Holometabola, Endopterygota), koji prolaze stadije liinke, kukuljice i imaga i na kukce sa nepotpunom metamorfozom (Hemimetabola, Exopterygota), kod kojih je liinka slična odrasloj jedinci bez krila (Preuzeto i prilagođeno prema Resh i Cardé, 2003).

Krila su kutikularne strukture koje se nalaze na drugom i trećem prsnom kolutu. Rebrima, koja mogu sadržavati traheje i živce i koja služe kao potpora krilnoj membrani, su podijeljena na polja (sl.1). Uz rebra se kod Neoptera nalaze linije preklapanja, po kojima se krila preklope kada nisu u upotrebi. Postoje tri hipoteze o nastanku krila: iz pokretnih prsnih tergita, iz povećanih prsnih pleura koje su mogle služiti za hlađenje ili za jedrenje ili iz pokretnih uzdužnih škrga.

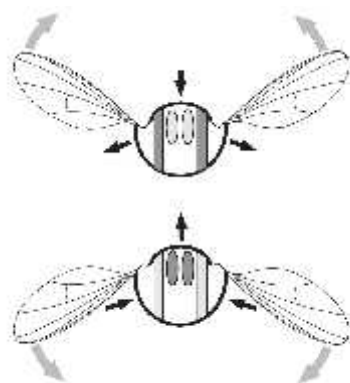
Prema fiziologiji leta kukce se može podijeliti na one sa direktnim letnim mišićima (Paleoptera) i one sa indirektnim letnim mišićima (Neoptera). Direktni letni mišići i izravno se vežu na krila te ih pomiču svojim kontrakcijama (sl. 2). Indirektni letni mišići i vežu se na tergite prsa koji se kontrakcijama dižu i spuštaju što pokreće krila (sl. 3) (Preuzeto i prilagođeno prema Resh i Cardé, 2003).



**Slika 1.** Venacija krila. Oznake krilnih rebara: A – analna rebra, C – costa, Cu – cubitus, M – media, R – radius, Sc – subcosta, h – humeralno poprečno rebro, m – mediano poprečno rebro, m-cu – mediocubitalno poprečno rebro, r-m – radiomediano poprečno rebro (bugguide.net)



**Slika 2.** Direktni letni mišji (Prilagojeno prema Grimaldi i Engel, 2005)



**Slika 3.** Indirektni letni mišji (Grimaldi i Engel, 2005)

### 3. EVOLUCIJSKA POVIJEST

Danas je u svijetu poznato oko milijun vrsta kukaca od kojih sve odvedenije skupine, koje ine 99 % vrsta, imaju krila ili su ih sekundarno izgubile. Zbog velikog broja svojti, u ovom tekstu e biti obra ena evolucijska povijest tri reda infrarazreda Paleoptera (Ephemeroptera, Palaeodictyoptera i Odonata) i šest najve ih redova infrarazreda Neoptera (Coleoptera, Diptera, Hemiptera, Hymenoptera, Lepidoptera i Orthoptera).

#### 3.1. Red Ephemeroptera – vodencvjetovi

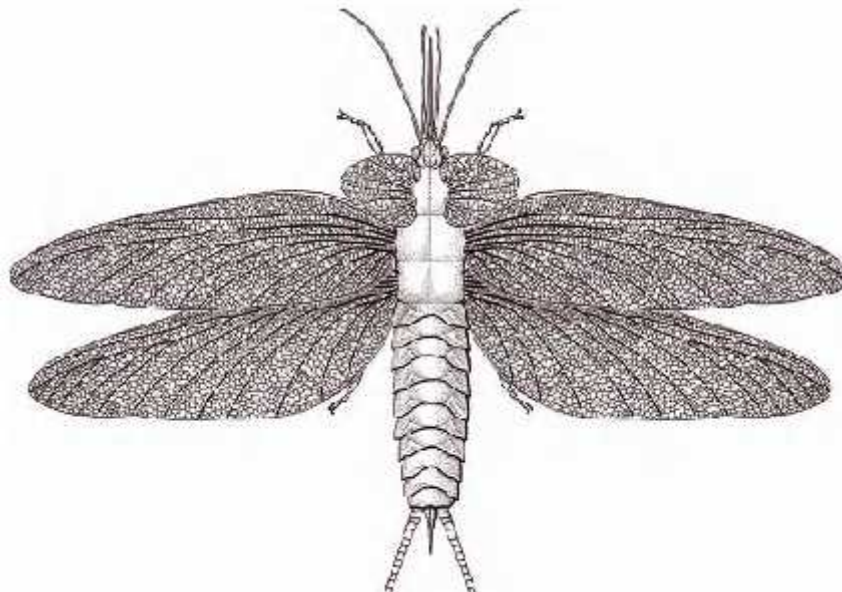
Vodencvjetovi su bazalna živu a linija svih krilatih kukaca. Jedini su red koji je zadržao primitivni kaudalni filament i presvla enje u stadiju imaga. Najstariji poznati vodencvjetovi potje u iz kasnog karbona ili ranog perma. Kila su im jako inervirana, te imaju rebrenu potporu koja je specifi na samo za njih. Stražnja krila, ako postoje, su manja od prednjih i imaju reduciranu analnu regiju (sl. 4). Mehanizam leta je direktan no iako su brzi leta i nisu osobito okretni i koordinirani u letu, što se objašnjava specifi nim životnim ciklusom te nepostojanjem odgovaraju eg evolucijskog pritiska (Preuzeto i prilago eno prema Grimaldi i Engel, 2005).



**Slika 4.** Fosilni vodencvijet iz porodice Baetidae s reduciranim stražnjim krilima (Grimaldi i Engel, 2005)

### 3.2. Red Palaeodictyoptera

Palaeodictyoptera su jedina velika izumrla linija kukaca. U paleozoiku su činili 50 % svih letećih kukaca. Pojavili su se u srednjem karbonu, a izumrli su krajem permia. Njihova specifičnost, kojom se razlikuju od svih ostalih linija, su izduženi tergiti protoraksa koji zajedno sa venacijom podsjećaju na treći par krila (sl. 5). Iako nisu bili pokretni, podupiru hipotezu o nastanku krila od prsnih tergita (Grimaldi i Engel, 2005).



**Slika 5.** *Stenodictya* sp., Dictyoneuridae, rani predstavnik Palaeodictyoptera sa izduženim tergitima protoraksa  
([www.metafysica.nl](http://www.metafysica.nl))

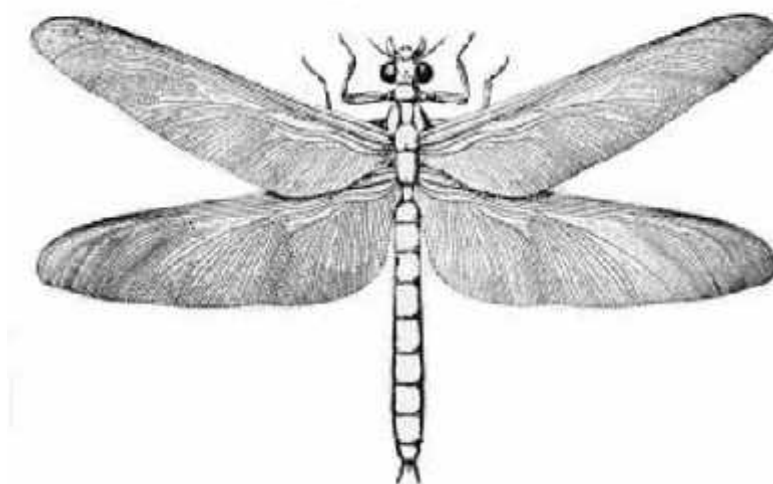
### 3.3 Red Odonata - vretenca

Vretenca su jedini danas živi i pripadnici nadreda Odonatoptera, i zajedno s Protodonata tvore Euodonata. Iz Protodonata dolazi najveći kukac u povijesti *Meganeuropsis permiana* Carpenter, 1939 (sl. 6), čiji je gigantizam bio moguć zbog veće koncentracije kisika u atmosferi tijekom paleozoika (Preuzeto i prilagođeno prema Grimaldi i Engel, 2005).

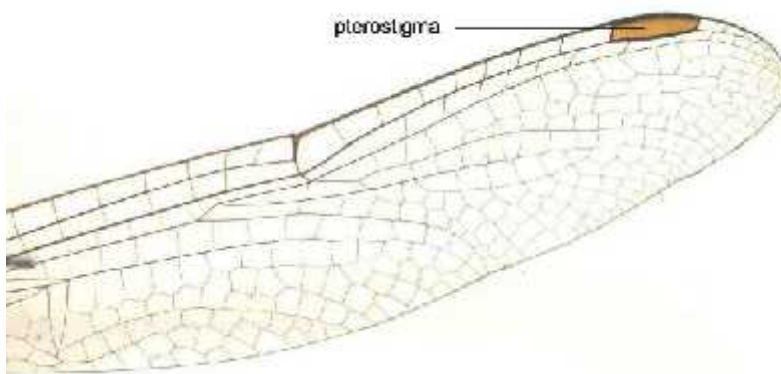
Za njih je specifično sraštavanje tergita koji uzgobljuju krila, manja stražnja krila sa reduciranom analnom regijom, te sraštavanja, redukcije i pojave novih krilnih vena. Prisutna je i dobro razvijena pterostigma (sl. 7.) koja im omogućava lakše jedrenje (Preuzeto i prilagođeno

prema Grimaldi i Engel, 2005).

Dva infrareda Anisoptera i Zygoptera se najviše razlikuju po položaju krila tijekom mirovanja; Anisoptera krila drže okomito u odnosu na anteriorno – posteriornu os, a Zygoptera paralelno sa tijelom. Vretenca su najbrži i najokretniji lete i kukci koji, zahvaljuju i nezavisnosti prednjih i stražnjih krila, mogu brzo mijenjati smjer i brzinu leta. Takav napredan na in leta se razvio zato što su aktivni zra ni predatori (Grimaldi i Engel, 2005).



**Slika 6.** *Meganeuropsis permiana*, Meganeuridae  
([www.newscientist.com](http://www.newscientist.com))



**Slika 7.** Pterostigma recentnog vretenca  
([gvcocks.homeip.net](http://gvcocks.homeip.net))



### 3.4. Nadred Neoptera

Pripadnici nadreda Neoptera su se pojavili u kasnom karbonu, i od tada su zauzeli sve kopnene i slatkovodne niše. Sposobnost preklapanja krila osigurala im je zaštitu krila kada nisu u upotrebi, a stadij liinke prostorno odvajanje niša. Neoptera se naješe dijele na tri velike linije: Polyneoptera, Paraneoptera i Holometabola.

#### 3.4.1. Red Orthoptera - ravnokrilci

Ravnokrilci su sa oko 22 tisuće vrsta najveći red infrareda Polyneoptera. Pojavili su se početkom kasnog karbona. Osnovno obilježje leta pripadnika tog infrareda je proširenje analne regije krila dodatkom brojnih novih vena (Grimaldi i Engel, 2005). Tijekom mirovanja ravna krila su im postavljena paralelno sa tijelom.

Tradicionalno se dijele na podredove Ensifera i Caelifera. Ensifera obuhvaća zrikavce i rovce, kojima su krila reducirana ili potpuno nedostaju (sl. 8) te služe samo za zaštitu zatka. Caelifera obuhvaća skakavce i paljenjake, od kojih su neki potpuno izgubili krila. Oni mogu letjeti, ali im je zbog premalih krila (sl. 9) u odnosu na tijelo let vrlo otežan, te u zraku mogu provesti samo nekoliko sekundi, tako da let koriste naješe za bijeg od predatora. Zbog toga se neki migratorni skakavci kreću u jedrenjem na zračnim strujama (Preuzeto i prilagođeno prema Grimaldi i Engel, 2005).



**Slika 8.** *Gryllotalpa gryllotalpa* (Linnaeus, 1758), Gryllotalpidae  
(<http://www.biolib.cz/en/image/id725/>)



**Slika 9.** *Locusta migratoria* (Linnaeus, 1758), Acrididae  
([www.agroatlas.ru](http://www.agroatlas.ru))

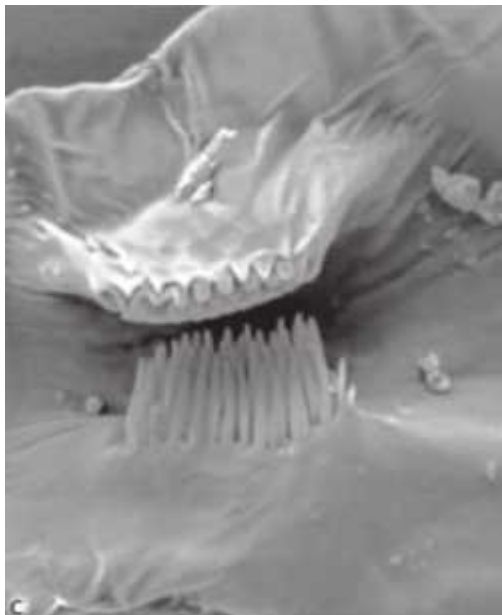
### 3.4.2. Red Hemiptera - polukrilci

Polukrilci su pripadnici infrareda Paraneoptera. Najveća su skupina kukaca sa nepotpunom preobrazbom. Bazalni polukrilci su se pojavili u permu, a sve današnje svojite u kasnom trijasu, za što se vjeruje da je povezano sa pojavom kritosjemenja a.

Dijele se na četiri podreda: Sternorrhyncha (biljne uši), Auchenorrhyncha (cvrčci), Coleorrhyncha i Heteroptera. Biljne uši su zbog parazitskog načina života uglavnom izgubile krila. Kod svih su prednji dijelovi prednjih krila otvrdnjeli, te su krila postala hemielitre (sl. 10). Kod nekih postoji i mehanizam za spajanje krila (sl. 11) što ih čini funkcionalno dvokrilcima (Preuzeto i prilagođeno prema Grimaldi i Engel, 2005).



**Slika 10.** Hemielitra i stražnje krilo  
([salinella.bio.uottawa.ca](http://salinella.bio.uottawa.ca))



**Slika 11.** Mehanizam za spajanje krila kod roda *Sinea*, Reduviidae  
(Capinera, 2008)

### 3.4.3. Red Coleoptera - kornjaši

Kornjaši su sa oko 400 tisuća vrsta najveći red kukaca. Bazalne skupine kornjaša su se pojavile u ranom permu, a pravi kornjaši u trijasu te su vrhunac biološke raznolikosti imali u juri (Grimaldi i Engel, 2005). Odrasla kornjaša su odeblijala prednja krila pretvorena u elitre koje služe za zaštitu stražnjih letnih krila i zatka (sl. 12). Kako elitre ne služe za let došlo je do redukcije mezotoraksa i gubitka letnih mišića u njemu.

Kornjaši se dijele na četiri podreda: bazalne Archostemata, te odvedenije Adephaga, Myxophaga i Polyphaga. Neke geografski izolirane vrste su izgubile sposobnost leta zbog redukcije krila ili sraštavanja elitri. Raspon krila je najčešće dva puta veći od duljine tijela što im omogućava precizan let. Unatož tome, najčešće se kreću u kopnom, a lete samo pri bijegu od predatora ili traženju partnera (Preuzeto i prilagoeno prema Grimaldi i Engel, 2005).



**Slika 12.** Elitre i letna krila pripadnika porodice Coccinellidae  
([www.ladybug-life-cycle.com](http://www.ladybug-life-cycle.com))

#### 3.4.4. Red Diptera - dvokrilci

Dvokrilci su ekološki najraznolikija skupina kukaca (Grimaldi i Engel, 2005). Najstariji dvokrilci potječu iz srednjeg trijasa, a skoro svi ostali podredovi pojavili su se do kraja trijasa. Za moderne predstavnike je specifična redukcija stražnjeg para krila. Stražnja krila su preobražena u mahalice koje služe kao organ za ravnotežu (sl. 13) (Prilagođeno prema Matonikin i Erben, 2002). Pri letu rotiraju te tako stabiliziraju životinju (Grimaldi i Engel, 2005). To im omogućava let na mjestu i bolju kontrolu leta. Kako za let koriste samo prednji par krila, mezotoraks je povećan, a tergiti protoraksa i metatoraksa smanjeni.



**Slika 13.** Mahalice dvokrilca  
([www.physics.upenn.edu](http://www.physics.upenn.edu))

### 3.4.5. Red Hymenoptera - opnokrilci

Opnokrilci su četvrti najbrojniji red Neoptera, sa 125 tisuća vrsta. Najstariji opnokrilci potječu iz kasnog permia i ranog trijasa. U umjerenim krajevima predstavljaju najbrojniju skupinu kukaca sa više vrsta od kornjaša. Iako morfološki predstavljaju kombinaciju primitivnih osobina i osobina svojstvenih samo njima, njihov građevni plan je vrlo uspješan te je ostvaren u svim njihovim svojstvima. Opnasta krila imaju specifičnu venaciju te na njima nema nikakvih dodataka. Relativno mala stražnja krila u letu su spojena sa većim prednjim krilima. Spojena su preko serije kukica (hamuli) na posteriornom kraju prednjih krila (sl. 14) koje ulaze u žlijeb na anteriornom kraju stražnjih krila. (Preuzeto i prilagođeno prema Grimaldi i Engel, 2005).

Dijele se u dva podreda: Symphyta koji predstavljaju najprimitivnije svojte opnokrilaca, i Apocrita u koji pripadaju ose, mravi i pčele. Neke vrste ili neki spolovi združnih Apocrita su potpuno izgubili krila zbog prilagodbe na podzemni način života (Preuzeto i prilagođeno prema Grimaldi i Engel, 2005).



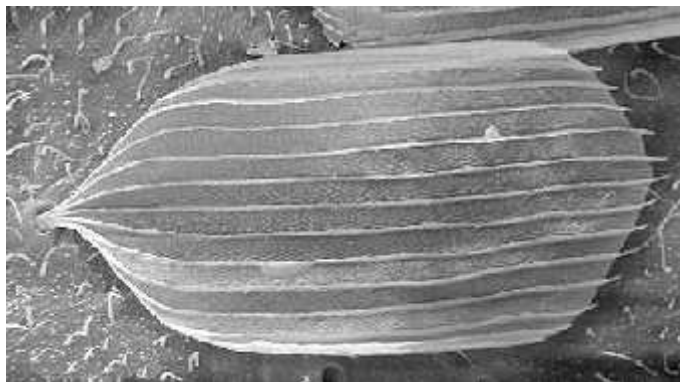
Slika 14. Hamuli pčele *Apis mellifera* Linnaeus, 1758, Apidae  
(www.sciencephoto.com)

### 3.4.6. Red Lepidoptera - leptiri

Leptiri su sa 174 tisuć vrsta drugi najveći red Neoptera te tvore najveću skupinu herbivornih organizama. Najstariji leptiri potječu iz jure, a vrhunac biološke raznolikosti su postigli krajem krede i početkom tercijara što se povezuje sa razvojem kritosjemenjaka (Grimaldi i Engel, 2005).

Leptiri imaju više od dvadeset osobina koje su svojstvene samo njima od kojih su najvažnije usni aparat preobražen u rilo i ljuske na krilima i tijelu (sl.15). Ljuske su modificirane dlake i zaslužne su za veliku raznolikost obojanosti jedinki (Resh i Cardé, 2003). Krila većine moljaca (Tineoidea) i pravih leptira (Papilionoidea) su u usporedbi sa tijelom velika i lagana, što im omogućava energetski učinkovit let uz minimalno zamahivanje krilima. Manji broj vrsta ima

reducirana krila ili su ih potpuno izgubili. Tako er postoji mehanizam za spajanje krila djelomi nim preklapanjem krila, što leptire ini funkcionalno dvokrilnima (Preuzeto i prilago eno prema Grimaldi i Engel, 2005).



**Slika 15.** Ljuska vrste *Agathiphaga vitiensis* Dumbleton, 1952, Agathiphagidae  
([www.nhm.ac.uk](http://www.nhm.ac.uk))

## 4. LITERATURA

- Capinera, J.L. (2008): Encyclopedia of Entomology, 2<sup>nd</sup> Edition. Springer Science+Business Media B.V., Heidelberg, str. 4268
- Cardé, R.T., Resh, V.H. (2003): Encyclopedia of Insects. Academic Press, San Diego, str. 12-26, 209-225, 324-329
- Grimaldi, D., Engel, M.S. (2005): Evolution of the Insects. Cambridge University Press, New York, str. 155-548
- Matoni I., Erben R. (2002): Op a Zoologija. Školska knjiga Zagreb, Zagreb, str. 149
- <http://bugguide.net/node/view/225974>
- [http://gycocks.homeip.net/Odonata/features/figure\\_07.htm](http://gycocks.homeip.net/Odonata/features/figure_07.htm)
- [http://salinella.bio.uottawa.ca/bio3323/Labs/defaultPrint.php?labs\\_Exte\\_wingTypes.htm](http://salinella.bio.uottawa.ca/bio3323/Labs/defaultPrint.php?labs_Exte_wingTypes.htm)
- [http://www.agroatlas.ru/en/content/pests/Locusta\\_migratoria/](http://www.agroatlas.ru/en/content/pests/Locusta_migratoria/)
- <http://www.biolib.cz/en/image/id725/>
- [http://www.ladybug-life-cycle.com/graphics/ladybug\\_hidden\\_wings.jpg](http://www.ladybug-life-cycle.com/graphics/ladybug_hidden_wings.jpg)
- [http://www.metafysica.nl/wings/wings\\_6.html](http://www.metafysica.nl/wings/wings_6.html)
- [http://www.nhm.ac.uk/resources-rx/images/agathiphaga-vitiensis-06\\_81065\\_1.jpg](http://www.nhm.ac.uk/resources-rx/images/agathiphaga-vitiensis-06_81065_1.jpg)
- <http://www.physics.upenn.edu/courses/gladney/phys590/textbook/ch09/ch09.html>
- <http://www.sciencephoto.com/media/100844/view>

## **5. SAŽETAK**

Kukci su evolucijski stara, a po broju vrsta najveća skupina životinja s vrlo velikim utjecajem na ekosustave i svijeta. Jedini su beskrležnjaci koji su razvili sposobnost leta što im je, uz neke druge specifične prilagodbe, omogućilo da postanu najuspješnija skupina životinja. Tvore većinu faune u svim staništima, osim otvorenih mora i polarnih krajeva.

U ovom radu je dan kratak pregled evolucijske povijesti najvećih skupina letećih kukaca, uz naglasak na njihov let i evolucijske prilagodbe vezane uz njega.

## **6. SUMMARY**

Insects are an evolutionary very old animal group with more species than any other. They have a major effect on ecosystems and respectively on humans. Also they are the only invertebrates that have developed the ability to fly, which besides other specific adaptations has allowed them to become the most successful animal group. They form the majority in fauna of all habitats, except in polar circles and open seas.

This article presents short review of evolutionary history of the largest groups of flying insects, with emphasis on their ability to fly and adaptations related to it.